斑痣悬茧蜂的寄主辨别能力及其影响因素

张　博，冯素芳，黄　露，孟　玲，李保平*
（南京农业大学植物保护学院，农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室，南京 210095）

摘要：为评价斑痣悬茧蜂 *Meteorus pulchricornis*（Wesmael）的寄主辨别能力及其影响因素，采用双选试验（斜纹夜蛾2龄寄主幼虫，健康:被寄生＝5:5），观察了寄生经历（无寄生经历、有1次寄生经历、有1次过寄生经历）和寄主被首次寄生后的间隔时间（1－7 d）对斑痣悬茧蜂在健康寄主和被寄生寄主之间的选择；为探究斑痣悬茧蜂是否能够辨别寄主斑块质量，观察了斑痣悬茧蜂连续3次访问不同质量寄主斑块（被寄生寄主:健康寄主分别为2:8，5:5和8:2）时的产卵刺扎次数。对选择频次进行的分析表明，寄主被首次寄生后的间隔时间和寄生蜂的寄生经历均对过寄生发生有显著影响（$P<0.05$），过寄生概率随寄主首次被寄生后的间隔时间延长而降低；有寄生经历的寄生蜂发生过寄生的概率低于无寄生经历的寄生蜂。用Cox比例风险模型对寄主辨别时间进行的分析表明，发生过寄生的风险随寄主被初次寄生后间隔时间的延长而减小，也因寄生蜂具有过寄生经历而减小。斑痣悬茧蜂在连续3次访问不同质量寄主斑块中，产卵刺扎次数随寄主斑块的质量提高而显著增多。据此推论，斑痣悬茧蜂不仅能够辨别被寄生寄主，而且能够辨别含有被寄生寄主的寄主斑块。

关键词：斑痣悬茧蜂；寄生行为；过寄生；学习；寄主辨别；辨别时间；寄主斑块质量
中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2011)12-1391-08

Host discrimination ability and the influencing factors in *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae)

ZHANG Bo, FENG Su-Fang, HUANG Lu, MENG Ling, LI Bao-Ping* (Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests of Ministry of Education, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: To gain insights into mechanisms of superparasitization in *Meteorus pulchricornis* (Wesmael), dual-choice tests were performed to observe preferences of the parasitoid between healthy and parasitized hosts, *Prodenia litura* (Fabricius) (healthy : parasitized 2nd instar larvae = 5 : 5), as affected by parasitization experiences (three levels: no parasitization experience, parasitization once, superparasitization once) and interval-time (1 － 7 d) elapsed after single parasitization; a repeated measures design was exercised to observe oviposition stings during three successive visits to host patches of different quality as measured by the proportion of parasitized hosts (2, 5, and 8 parasitized hosts among 10 hosts, respectively) in a patch. The analysis results of preferences showed that the probability of superparasitization was significantly affected by parasitization experiences of parasitoids and time interval after single parasitization, and it was decreased with the time interval and parasitization experience. The Cox model was fitted to the discrimination time prior to oviposition, and the results indicated that the hazard of superparasitization diminished both with extending of the interval time after single parasitization and with the parasitoid experience of superparasitization. The trials on parasitization during visits to host-patches of different qualities showed that the number of oviposition stings increased with the quality of host patch. The results suggest that *M. pulchricornis* can discriminate not only parasitized hosts, but also host patches with single parasitized hosts.

Key words: *Meteorus pulchricornis*; parasitization behavior; superparasitization; learning; host discrimination; discrimination time; host patch quality

---

基金项目：国家自然科学基金项目(30871670)；公益性行业(农业)科研专项(201103032)
作者简介：张博，女，1982年生，辽宁阜新人，博士研究生，主要从事害虫生物防治及天敌昆虫生态学研究，E-mail: lnfx_zhangbo@126.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lbp@njau.edu.cn
收稿日期 Received: 2011-06-07；接受日期 Accepted: 2011-11-21

寄主辨别(host discrimination)通常指寄生性昆虫区别对待被寄生寄主和健康寄主的现象(van Lenteren, 1981)。寄生蜂的辨别与过寄生密切相关，过寄生不仅是害虫生物防治实践中常遇到的问题，因为较高的过寄生率会导致寄生蜂幼虫相互竞争，寄生蜂种群数量急剧减少(van Alphen and Visser, 1990)，致使寄生蜂控害效果不理想(DeBach and Rosen, 1991)；而且过寄生还是寄生蜂行为生态学中的重要科学问题，因为过寄生的适应性一直是行为生态学研究关注的理论问题(Gandon *et al*., 2006)。

许多种类寄生蜂中存在用化学物质标记寄主的现象，这种化学物质的存在不仅使搜寻中的寄生蜂辨别出健康寄主和被寄生寄主(Ueno, 1994；陈华才和程家安, 2005；李国清, 2006)，而且获得寄主斑块中竞争者是否存在的信息(Roitberg and Mangel, 1988)。但有的寄生蜂却不具备寄主辨别能力(van Dijken *et al*., 1992)，例如，微红侧沟茧蜂 *Microplitis coreipes* 不能辨别出被寄生的寄主幼虫(Eller *et al*., 1990)。即使在具有寄主辨别能力的寄生蜂中，该能力亦可能受到其他因素的影响，如寄主初次被寄生后的间隔时间和寄生蜂的寄生经历等(李元喜和刘树生, 2001；Santolamazza-Carbone *et al*., 2004；刘万学和万方浩, 2007)。在已报道的寄生蜂避免过寄生的研究中，通常未区分是避免过寄生寄主，还是避免含有过寄生寄主的斑块(Godfray, 1994)，前者与寄生蜂的寄主辨别能力有关，后者与寄生蜂对寄主斑块质量的评价有关。

虽然有关过寄生的早期理论模型曾预测，寄生蜂的识别时间(recognition time)影响其过寄生决策(Godfray, 1994)，但迄今对寄生蜂寄主辨别的试验研究仅观察寄生蜂的寄生选择结果，而未注意到寄生蜂检查寄主所花费的时间(辨别时间)。对网蛱蝶 *Euphydras editha* 雌成虫的产卵选择行为研究表明，昆虫辨别(评价)寄主所用的时间反映了其对寄主的接受程度，从而可用于评价昆虫的寄主专一性程度(Singer, 1982)，随后，Hoffmeister 等(2006)提出了用生存分析的 Cox 回归模型分析天敌昆虫识别寄生的时间，从而评价天敌的寄主专一性程度。而且已有研究报道运用寄生蜂的寄主识别时间评价寄生蜂对不同龄期寄主幼虫的选择性(杨德松等, 2009；陶敏等, 2010)。本研究假定寄生蜂对健康和被寄生寄主的辨别时间长短反映了其对寄主的接受程度，对高质量寄主(未被寄生的健康寄主)的辨别时间将短于对低质量寄主(被寄生的寄主)，从而使被寄生寄主被再次寄生(即过寄生)的风险降低。

斑痣悬茧蜂 *Meteorus pulchricornis* (Wesmael)是众多暴露取食大型蛾类幼虫的单寄生蜂(何俊华等, 2002)，在实验室观察到过寄生率达到 31% (Fuester *et al*., 1993)，野外调查达到 24% (张博，另文发表)。本研究以斑痣悬茧蜂为例，除观察和分析寄生蜂的寄生选择外，首次尝试观察寄主辨别时间并用 Cox 比例风险模型拟合，针对以下问题开展试验研究：(1)斑痣悬茧蜂是否具有寄主辨别能力？如果有，是否受寄生经历和寄主被寄生后的间隔时间的影响？(2)斑痣悬茧蜂是否对含有不同比例被寄生寄主(即不同质量)的斑块表现不同的寄生选择行为？

1 材料与方法

1.1 供试昆虫和植物

斑痣悬茧蜂 *M. pulchricornis* (Wesmael)自南京市江浦农场大豆田中的斜纹夜蛾 *Prodenia litura* (Fabricius)幼虫育出，在室内以斜纹夜蛾 2~3 龄幼虫作为寄主继代饲养。供试寄主斜纹夜蛾采自江苏省南京江浦农场，在室内用人工饲料继代饲养(沈晋良和吴益东, 1995)。供试寄主为 2 龄幼虫。寄生蜂和寄主均在养虫室中饲养(26±2℃，光周期 14L∶10D，相对湿度 60%±10%)。

供试植物为大豆 *Toricellia max* (Linn.)(品种为"南农-9414"，南京农业大学国家重点实验室大豆研究中心提供)，温室盆栽(直径 20 cm × 高 24 cm)种植，待大豆植株长出 5~7 个枝条时采叶片用于试验。

1.2 寄主辨别

试验设寄生蜂寄生经历和寄主寄生后间隔时间 2 个因素。其中，寄生经历因素设 3 个水平：无任何寄生经历(对照)、有 1 次寄生经历(经历健康寄主)、有 1 次过寄生经历(经历被寄生寄主)。将 1 头无寄生经历的 5~10 日龄寄生蜂，与 20 头 2 龄斜纹夜蛾幼虫放入透明塑料盒(直径 11 cm，高 12 cm)中，8 h 后将寄生蜂移出，获得具有 1 次寄生经历的寄生蜂，根据刘亚慧和李保平(2006)的观察，8 h 后尚有少数健康寄主，故寄生蜂不会过寄生；再将 1 头无寄生经历的斑痣悬茧蜂引入，寄生 8 h 后可获得具有过寄生经历的寄生蜂；寄生后间隔时间因素设 7 个水平，分别为寄生后 1-7 d 的寄主，

根据 Suzuki 和 Tanaka (2007)的观察，斑痣悬茧蜂幼虫于产卵后第 6、7 天进入 2 龄期。

采用双选试验设计，将 5 头健康和 5 头被寄生寄主幼虫接入透明养虫盒(直径 9 cm，高 5 cm，顶部覆盖纱网)内，被寄生幼虫为 7 个寄生间隔时间水平之一；然后释放 1 头经寄生经历处理的寄生蜂，观察寄生蜂进入养虫盒发生产卵行为的时间和对象，完成第 1 次产卵器刺扎后停止观察，解剖被针刺的寄主幼虫解剖检查是否被寄生。试验在温度 26 ±2℃，光照周期 14L: 10D，相对湿度 60% ±10% 的养虫室中进行。

1.3　寄主斑块辨别试验

寄主斑块指寄主在空间上由于非随机分布而形成的间断性个体集合(Godfray, 1994)，空间单位由于物种及其环境的不同而异。此前研究表明，斑痣悬茧蜂通常以大豆叶片为单位的寄主幼虫斑块进行搜寻(杨德松等, 2011)。为了探究斑痣悬茧蜂是否能够辨别被寄生寄主比例不同的寄主斑块，即质量不同的寄主斑块，设 3 个寄主斑块质量水平处理：高质量(2 头已寄生 +8 头未寄生)、低质量(8 头已寄生 +2 头未寄生)和适中质量(5 头已寄生 +5 头未寄生)，按照以下 3 个顺序分别提供给 1 头寄生蜂：低质量→低质量→高质量、高质量→高质量→低质量、适中质量→高质量→低质量，观察其连续访问这 3 个寄主斑块时的产卵刺扎次数。观察在圆柱形透明有机玻璃罩内进行(直径 80 cm，高 100 cm)，罩笼顶部以纱网密封，保持通风，观察罩外围四周竖立 4 支荧光灯(长 100 cm, 40 W)照明(> 3 000 lx)，以保持不同方向的光线均匀。将一盆栽大豆置于罩内，提前将斜纹夜蛾幼虫移至单片大豆叶上，待所有寄主在叶片上稳定取食后，释放 1 头寄生蜂，连续观察寄生蜂着陆寄主所在叶片后的寄生行为，记录产卵刺扎次数，直到寄生蜂离开后结束观察，回收寄生蜂留待次日继续试验，将回收的寄主幼虫单头饲养；第 2 和第 3 天继续上述试验观察同一寄生蜂的寄主斑块访问行为。每个处理观察寄生蜂 10 头，每头为一重复，共 30 头蜂。

1.4　数据处理与分析

在双选试验中寄生蜂在健康寄主和被寄生的寄主之间作出选择(1 次)，用 Logistic 回归模型拟合寄主类型(健康寄主和被寄生不同间隔时间的寄主)和寄生蜂经历对选择表现(选择或不选择)的影响。将寄生蜂从触角接触寄主到产卵器刺扎寄主的用时定义为“辨别时间”，辨别时间长短反映了寄生蜂对寄主的偏好程度。用 Cox 比例风险模型拟合寄生经历和寄主被初次寄生后间隔时间对辨别时间的影响，从而用寄主被寄生的风险来评估寄生蜂的寄主辨别能力(Hoffmeister *et al.*, 2006)。为了检验寄生蜂在连续访问不同质量寄主斑块中，寄生程度是否存在随斑块质量而变化的趋势，采用基于加权线性回归的卡方检验，比较在每个寄生顺序处理中，对每种质量斑块刺扎次数占总次数的比例是否随寄主斑块质量提高而增加或减少，每个处理均重复 10 次，为了满足卡方检验对发生次数的最低要求(≥ 5)，将 10 次测试合并后计算。数据分析使用 R-2.7.1统计软件(R Development Core Team, 2007; Crawley, 2007)。

2　结果与分析

2.1　斑痣悬茧蜂的寄主辨别

对寄生蜂寄主选择的 Logistic 回归模型拟合结果表明，寄主被初次寄生后的间隔时间和寄生蜂的寄生经历对过寄生发生的概率均有显著影响(表 1)。寄主被寄生后每增加 1 d，被过寄生的概率降低 7.3% (图 1)；与无任何寄生经历的寄生蜂相比，具有 1 次过寄生经历的蜂发生过寄生的概率降低 16.7%，而具有 1 次寄生经历的斑痣悬茧蜂发生过寄生的概率降低 49.3% (图 1)。

斑痣悬茧蜂辨别被初次寄生后不同间隔时间的寄主所用时间不同，随寄主初次被寄生后间隔时间的延长，辨别时间随之增加，辨别被寄生后 4 d 的寄主用时增加到 0.8 s，6 d 的寄主用时增加到1.2 s (表 2)。寄生蜂的寄生经历亦对其寄主辨别时间具有显著影响，与无任何寄生经历的蜂相比，有 1 次寄生经历或过寄生经历的寄生蜂的寄主辨别时间均延长(表 3)，对寄生蜂辨别时间的 Cox 模型拟合表明，寄主被初次寄生后的间隔时间对该寄主被过寄生的累积风险有显著影响，间隔时间每延长 1 d，其被过寄生的风险降低 25% (图 2)；有 1 次过寄生经历的寄生蜂发生过寄生的概率显著降低(13.8%)，而有 1 次寄生(健康寄主)经历的蜂发生过寄生的概率(瞬间概率)与无寄生经历的无显著差异(图 3，表 4)。

2.2　斑痣悬茧蜂的寄主斑块辨别

卡方测验表明，在 3 个测试顺序处理中斑痣悬茧蜂的产卵刺扎次数比例均随寄主斑块质量提高而显著增大($P = 0.03$)，其中，在低质量→低质量→高质量和高质量→高质量→低质量测试顺序中，对

不同质量斑块的寄主刺扎次数比例的差异达到极显著水平($P<0.001$)(表5)。例如，在低质量→低质量→高质量处理中，对高质量斑块的刺扎次数占总次数的50.5%，是低质量斑块的2倍；在高质量→高质量→低质量测试顺序中，对高质量斑块的刺扎次数占总次数的43.9%。

表1 拟合寄主被寄生后间隔时间和寄生经历对斑痣悬茧蜂过寄生影响的logistic模型参数估计值

Table 1 Estimated coefficients of the logistic model fitted to superparasitization as affected by time interval of hosts elapsed after single parasitization and oviposition experience in *Meteorus pulchricornis*

变量 Variables	系数 Coefficient	标准误 *SE*	*Z* 值 *Z* value	差异显著性 *P* value
截距 Intercept	0.335	0.188	1.776	0.076
寄主被寄生后间隔时间(d) Time interval of host elapsed after parasitization	-0.080	0.037	-2.139	0.032
有1次过寄生经历 With experience of superparasitization once	-0.179	0.180	-0.993	>0.05
有1次寄生经历 With experience of parasitization once	-0.679	0.177	-3.839	<0.01

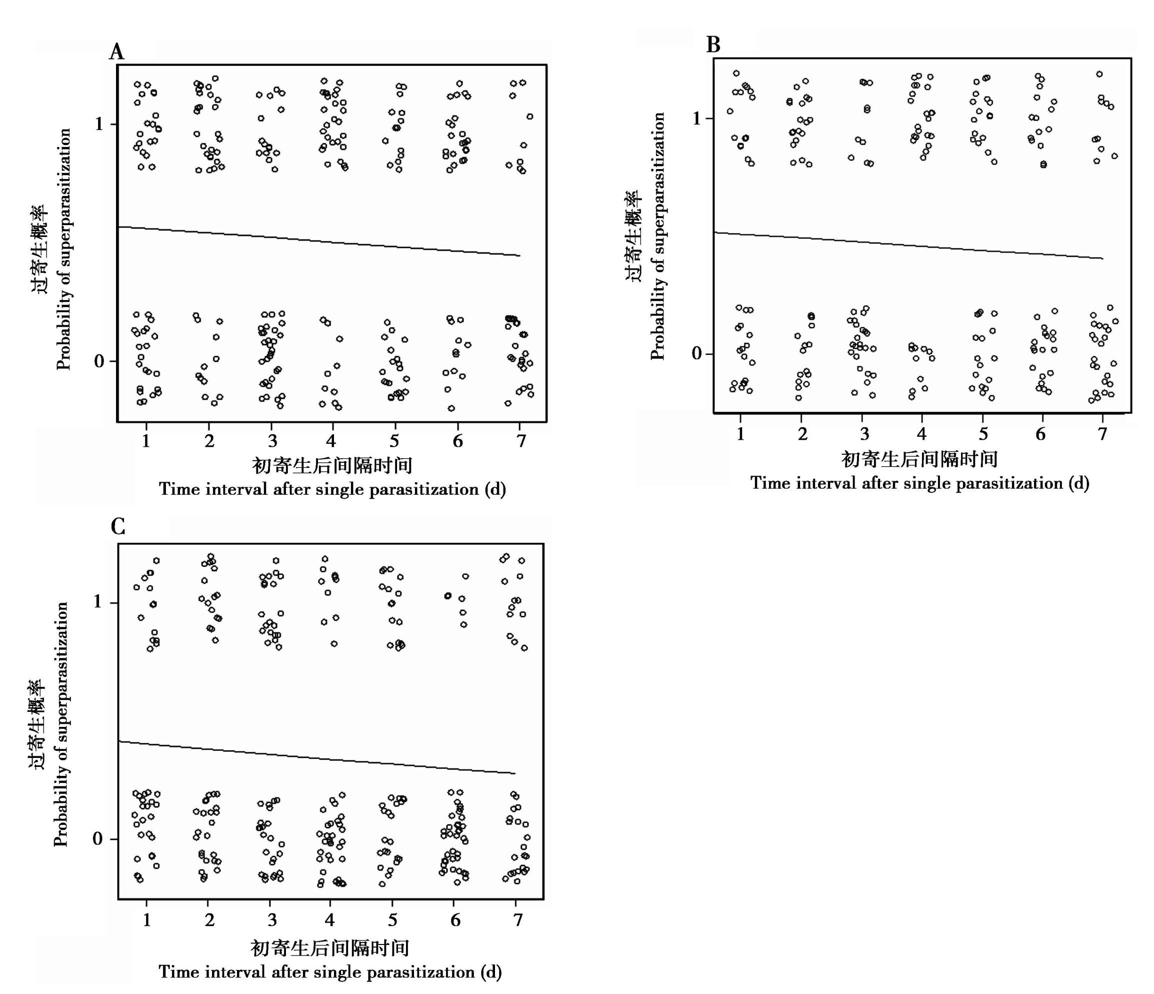


图1 不同寄生经历斑痣悬茧蜂的过寄生概率与寄主被寄生后间隔时间的关系

Fig. 1 Relationship between time interval elapsed after single parasitization and the probability of being superparasitized by *Meteorus pulchricornis* with different experience of parasitization

A：无寄生经历的寄生蜂 Parasitoids without experience of parasitization；B：有过寄生经历的寄生蜂 Parasitoids with experience of superparasitization；C：有寄生经历的寄生蜂 Parasitoids with experience of single parasitization. 为避免数据点重叠，作图时运用颤抖方法。Jitterring technique was used to avoid overlapping of observation data points.

表 2　斑痣悬茧蜂对被寄生后不同间隔时间寄主的辨别时间(s)

Table 2　Discrimination time (s) for discriminating hosts at different interval time elapsed after single parasitization in *Meteorus pulchricornis*

寄主被寄生后间隔时间(d) Time interval after single parasitization	中值 Median	95%置信域 95% Confidence interval	
		下限 Lower limit	上限 Upper limit
健康寄主(对照) Healthy host (control)	0.60	0.57	0.62
1	0.77	0.54	0.97
2	0.63	0.57	0.87
3	0.65	0.53	0.77
4	0.82	0.72	1.07
5	0.89	0.69	1.06
6	1.20	1.61	1.80
7	1.86	1.70	3.80

表 3　不同寄生经历斑痣悬茧蜂对被寄生寄主的辨别时间(s)

Table 3　Discrimination time (s) for discriminating single parasitized hosts in *Meteorus pulchricornis* with different experiences of parasitization

寄生蜂寄生经历 Parasitoids with different experiences of parasitization	中值 Median	95%置信域 95% Confidence interval	
		下限 Lower limit	上限 Upper limit
无寄生经历 Without experience of parasitization	0.62	0.60	0.67
有寄生经历 With experience of parasitization once	0.68	0.61	0.76
有过寄生经历 With experience of superparasitization once	0.71	0.62	0.78

表 4　用 Cox 比例风险模型拟合寄主被寄生的间隔时间和寄生蜂经历对辨别时间(s)影响的参数估计值

Table 4　Estimated coefficients of Cox proportional hazard model fitted to discrimination time (s) as affected by interval time after single parasitization and experience of parasitization

变量 Variables	风险比 Hazard ratio	95%置信域 95% Confidence interval		差异显著水平 *P* value
		下限 Lower limit	上限 Upper limit	
寄主被寄生后的间隔时间(d) Time interval of host after parasitization	0.846	0.818	0.874	<0.01
有 1 次寄生经历 [!] Experience of parasitization once	0.789	0.666	0.936	>0.05
有 1 次过寄生经历 [!] Experience of superparasitization once	0.862	0.723	1.028	<0.01

[!] 以无任何寄生经历的寄生蜂为参照进行比较 The hazard of parasitoids without experience of parasitization was used as the baseline hazard.

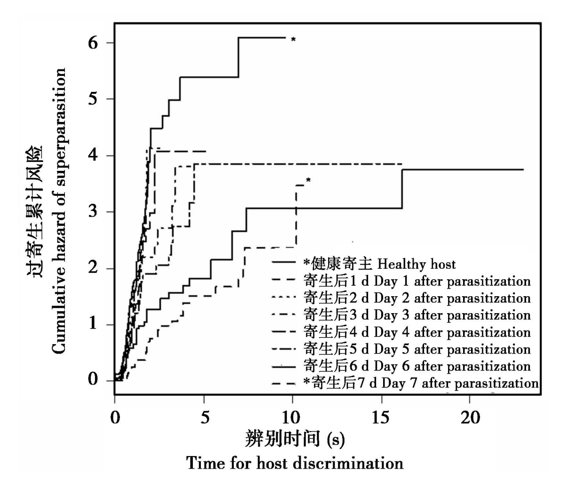


图 2 被斑痣悬茧蜂寄生后不同间隔时间的寄主被过寄生的累计风险(Cox 模型)

Fig. 2 Cumulative hazards of being superparasitized for hosts at diffferent interval time after single parasitization by *Meteorus pulchricornis* (Cox model)

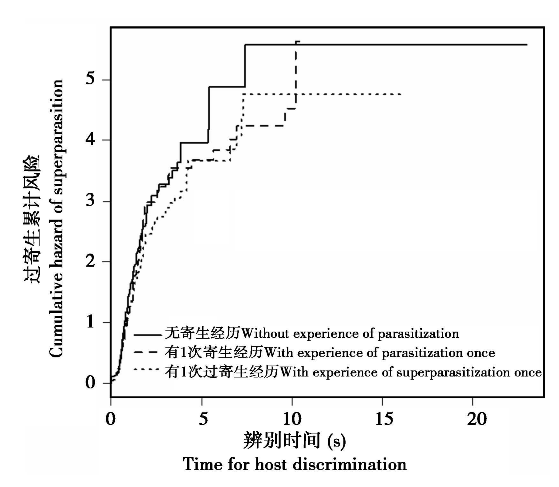


图 3 寄主被不同经历斑痣悬茧蜂寄生的累计风险(Cox 模型)

Fig. 3 Cumulative hazards of being parasitized for hosts by *Meteorus pulchricornis* with diffferent experiences of parasitization (Cox model)

表 5 斑痣悬茧蜂连续 3 次访问不同质量寄主斑块的寄生率变化趋势

Fig. 5 Trend in proportional parasitization on host patches of diffferent quality during three successive visits

处理 Treatments	不同质量寄主斑块顺序(自上而下) Host patches ordered with diffferent quality (top – down)	产卵器刺扎数/10 次测试 Number of stings/10 test replicates	χ^2 ($d.f.$ =1)	P 值 P value
处理 1 Treatment 1	低质量 Low	24		
	低质量 Low	28		
	高质量 High	53	18.02	<0.001
处理 2 Treatment 2	高质量 High	68		
	高质量 High	51		
	低质量 Low	36	14.86	<0.001
处理 3 Treatment 3	中质量 Medium	71		
	高质量 High	84		
	低质量 Low	65	3.69	0.054

3 讨论

Godfray (1994)在评述对寄生蜂的寄主辨别研究进展时指出，以往的研究通常未区分寄生蜂是避免过寄生寄主，还是避免含有过寄生寄主的斑块。前者与寄生蜂的寄主辨别能力有关，后者与寄生蜂对寄主斑块质量的评价有关。对此，本研究既观察了斑痣悬茧蜂对被寄生寄主的辨别，也观察了对含有被寄生寄主的寄主斑块的辨别。

本试验研究结果表明，斑痣悬茧蜂能够辨别健康寄主和被寄生寄主。Chau 和 Maeto (2009)在研究斑痣悬茧蜂避免过寄生机理中认为，寄生蜂通过寄主的暂时麻醉状态来鉴别寄主是否被寄生。本研究还发现，辨别能力随寄生经历以及寄主被初次寄生后的间隔时间延长而表现得更加明显。显然，过寄生并非如简单的统计模型所预测的那样是一个简单的固定行为(Roger, 1975; Maindonald and Markwick, 1986)，而是一种复杂的动态行为，尤其受到寄生蜂经历的影响(Godfray, 1994)。在过寄生情况下，寄生蜂子代幼虫的竞争输赢通常是双方发育早晚的函数，即出现所谓“非对称竞争”现象，一般认为，2 次产卵的间隔时间越长，后一寄生蜂的子代在与已有的子代蜂竞争中越处于劣势地位

(Godfray，1994)，这在本研究中得到了间接验证，而直接验证则来自对具有复眼颜色突变体的隆脊瘿蜂 *Leptopilina heterotoma* 的研究(Visser，1993)。但有时竞争结果并非产卵早晚的简单线性函数，Chau 和 Maeto (2008)对斑痣悬茧蜂子代幼虫争斗的解剖观察表明，在 1 龄幼虫之间的争斗中，早 24 h 孵化的老幼虫处于领先地位；但在 1 龄与 2 龄幼虫的争斗中，晚 72 h 孵化的 1 龄往往杀死早孵化的上颚已经退化的 2 龄幼虫，所以，就出现了 1 龄幼虫延迟发育的现象。根据该结果预测，斑痣悬茧蜂应该选择被寄生后间隔 6 ~ 7 d 的寄主幼虫，但本研究并未发现雌蜂由于上述晚发育的竞争优势而偏向于过寄生。可能间隔时间太长产的子代蜂在营养等其他方面处于不利地位，或者在与已有的 2 龄幼虫争斗中消耗过大而影响自身的发育，这些推测尚需要进一步研究证实。

经历对寄生蜂寄主辨别能力的影响已有许多研究报道(van Alphen and Visser，1990)。Godfray (1994)认为，有寄生健康寄主的经历会促使该寄生蜂避免过寄生，因为该寄生经历意味着环境中健康寄主较多；而过寄生经历会使该寄生蜂再次过寄生，因为过寄生经历意味着存在其他同类寄生蜂的竞争。该预测在 Visser 等(1992)对隆脊瘿蜂搜寻寄主斑块经历的研究中得到支持，该研究发现经历过含有被寄生寄主的斑块的寄生蜂倾向于过寄生(尽管未观察寄生蜂在访问寄主斑块经历中是否有过寄生经历)。然而，本研究得出的结论并不完全支持上述推测，其中对选择频次的分析结果大体上支持上述推测，有 1 次初寄生经历的寄生蜂发生过寄生的概率明显低于有 1 次过寄生经历的蜂(分别降低 49.3% 和 16.7%)；而对辨别时间的分析结果却不支持上述推测，因为具有 1 次初寄生经历的寄生蜂的过寄生倾向(瞬间概率)与无任何寄生经历的蜂没有显著差异(过寄生风险降低程度未达到统计上 5% 的显著水平)，而具有 1 次过寄生经历则显著降低该寄生蜂的过寄生倾向。出现这种不一致的原因可能是寄生蜂虽然刺扎寄主(辨别时间的终止行为)，但未必产卵，只是检验寄主，所以辨别时间短(导致风险大)的刺扎未必全部实现产卵。这种通过产卵器刺扎检验寄主适合性的现象也出现在其他种类寄生蜂中，因为产卵器上有化感器(Quicke，1997)。

斑痣悬茧蜂的寄主辨别不但表现在对寄主个体，而且表现在对寄主斑块的寄生选择行为中。本研究结果表明，该寄生蜂对含有不同比例被寄生寄主的不同质量寄主斑块表现出明显的选择偏好，即在高质量(含被寄生寄主的比例低)寄主斑块上表现出较多的产卵刺扎次数，而在低质量寄主斑块上进行较少的产卵刺扎。寄生蜂根据寄主斑块质量(如被寄生寄主的比例、寄主密度、龄期、体型大小等等)高低采取不同的斑块驻留时间，已在若干种寄生蜂中观察到(Wajnberg，2006)。

本研究结果说明，斑痣悬茧蜂能够辨别被寄生寄主，而且该辨别能力随寄生经历和寄主被初次寄生后的间隔时间延长而加强；斑痣悬茧蜂还能够辨别含有被寄生寄主的寄主斑块。

致谢 感谢南京农业大学植物保护学院李璐璐、盛晟等在研究中的帮助。

参 考 文 献 (References)

Chau NNB，Maeto K，2008. Intraspecific larval competition in *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera：Braconidae)，a solitary endoparasitoid of lepidopteran larvae. *Applied Entomology and Zoology*，43：159 – 165.

Chau NNB，Maeto K，2009. Temporary host paralysis and avoidance of self-superparasitism in the solitary endoparasitoid *Meteorus pulchricornis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*，132：250 – 255.

Chen HC，Cheng JA，2005. Insect host marking pheromones. *Acta Ecologica Sinica*，25(2)：346 – 350. [陈华才，程家安，2005. 昆虫寄主标记信息素. 生态学报，25(2)：346 – 350]

Crawley MJ，2007. The R Book. John Wiley & Sons Ltd，London.

DeBach P，Rosen D，1991. Biological Control by Natural Enemies. Cambridge University Press，London.

Eller FJ，Tumlinson JH，Lewis WJ，1990. Intraspecific competition in *Micropitilis croiceps* (Hymenoptera：Braconidae)，a parasitoid of *Heliothis* species (Lepidoptera：Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*，83：504 – 508.

Fuester R，Taylor P，Peng H，Swan K，Swan P，1993. Laboratory biology of a uniparental strain of *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera：Braconidae)，an exotic larval parasite of the gypsy moth (Lepidoptera：Lymantriidae). *Annals of the Entomological Society of America*，86：298 – 304.

Gandon S，Rivero A，Varaldi J，2006. Superparasitism evolution：adaptation or manipulation? *American Naturalist*，176：1 – 22.

Godfray H，1994. Parasitoids：Behavior Evolution and Evolutionary Ecology. Princeton University Press，Princeton.

He JH，Shi ZH，Liu YQ，2002. List of hymenopterous parasitoids of *Spodoptera exigua* (Hübner) from China. *Journal of Zhejiang University (Agricultural and Life Sciences)*，28(5)：473 – 479. [何俊华，施祖华，刘银泉，2002，中国甜菜夜蛾寄生蜂名录. 浙江大学学报(农业与生命科学)，28(5)：473 – 479]

Hoffmeister TS，Babendreier D，Wajnberg E，2006. Statistical tools to

improve the quality of experiments and data analysis for assessing non-target effects. In: Bigler F, Babendreier D, Kuhlmann U eds. Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods: Methods and Risk Assessment. CAB International Publishing, London. 222 – 241.

Li GQ, 2006. Host-marking in hymenopterous parasitoids. *Acta Entomologica Sinica*, 49(3): 504 – 512. [李国清, 2006. 拟寄生蜂的寄主标记研究进展. 昆虫学报, 49(3): 504 – 512]

Li YX, Liu SS, 2001. Superparasitism in insect parasitoids. *Entomological Knowledge*, 38(3): 169 – 172. [李元喜, 刘树生, 2001. 拟寄生昆虫中的过寄生现象. 昆虫知识, 38(3): 169 – 172]

Liu WX, Wan FH, 2007. Host discrimination and preference of *Campoletis chlorideae* in laboratory. *Chinese Journal of Biological Control*, 23(3): 201 – 204. [刘万学, 万方浩, 2007. 棉铃虫齿唇姬蜂寄主识别行为的研究. 中国生物防治, 23(3): 201 – 204]

Liu YH, Li BP, 2006. Host stage selection for *Spodoptera exigua* larvae and the effect on developmental parameters of solitary endoparasitoid in *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Nanjing Agricultural University*, 29: 66 – 70. [刘亚慧, 李保平, 2006. 斑痣悬茧蜂对甜菜夜蛾幼虫龄期的选择及其生长发育的研究. 南京农业大学学报, 29: 66 – 70]

Maindonald JH, Markwick NP, 1986. The avoidance of superparasitism in four species of parasitic wasp – mathematical models and experimental results. *Researches in Population Ecology*, 28: 1 – 16.

Quicke DLJ, 1997. Parasitic Wasps. Chapman & Hall, London.

R Development Core Team, 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL. [2009-5-31]. http://www.R-project.org.

Roger DJ, 1975. A model for avoidance of superparasitism by solitary insect parasitoids. *Journal of Animal Ecology*, 44: 623 – 638.

Roitberg BD, Mangel M, 1988. On the evolutionary ecology of marking pheromones. *Evolutionary Ecology*, 2: 289 – 315.

Santolamazza-Carbone S, Rodriguez-Illamola A, Cordero-Rivera A, 2004. Host finding and host discrimination ability in *Anaphes nitens* Girault, an egg parasitoid of the *Eucalyptus* snout-beetle *Gonipterus scutellatus* Gyllenhal. *Biological Control*, 29: 24 – 33.

Shen JL, Wu YD, 1995. Pesticide Resistance and Management of *Helicoverpa armigera*. China Agriculture Press, Beijing. 91 – 94. [沈晋良, 吴益东, 1995. 棉铃虫抗药性及其治理. 北京: 中国农业出版社. 91 – 94]

Singer MC, 1982. Quantification of host preference by manipulation of oviposition behaviour in the butterfly *Euphydryas editha*. *Oecologia*, 52: 224 – 229.

Suzuki M, Tanaka T, 2007. Development of *Meteorus pulchricornis* and regulation of its noctuid host, *Pseudaletia separata*. *Journal of Insect Physiology*, 53: 1072 – 1078.

Tao M, Li BP, Meng L, 2010. Parasitization hazard of different *Spodoptera exigua* instar larvae by *Meteorus pulchricornis*. *Chinese Journal of Ecology*, 29: 75 – 78. [陶敏, 李保平, 孟玲, 2010. 甜菜夜蛾不同龄期幼虫被斑痣悬茧蜂寄生的风险分析. 生态学杂志, 29: 75 – 78]

Ueno T, 1994. Self-recognition by the parasitic wasp *Itoplectis naranyae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *OIKOS*, 70: 333 – 339.

van Alphen JJM, Visser ME, 1990. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 35: 59 – 79.

van Dijken MJ, van Strutum P, van Alphen JJM, 1992. Recognition of individual-specific marked parasitized hosts by the solitary parasitoid *Epidinocarsis lopezi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30: 77 – 82.

van Lenteren JC, 1981. Host discrimination by parasitoids. In: Nordland DA, Jones RL, Lewis WJ eds. Semiochemicals: Their Role in Pest Control. Wiley and Sons, New York. 153 – 179.

Visser ME, 1993. Adaptive self- and conspecific superparasitism in the solitary parasitoid *Leptopilina heterotoma*. *Behavioral Ecology*, 4: 22 – 28.

Visser ME, van Alphen JJM, Nell HW, 1992. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: the influence of pre-patch experience. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 163 – 171.

Wajnberg E, 2006. Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 589 – 611.

Yang DS, Meng L, Li BP, 2011. Host density patches selection and optimal foraging behavior of *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae). *Chinese Journal of Ecology*, 30(7): 1322 – 1326. [杨德松, 孟玲, 李保平, 2011. 斑痣悬茧蜂对不同寄主密度斑块的选择和最优搜寻行为. 生态学杂志, 30(7): 1322 – 1326]

Yang DS, Meng L, Li LL, Li BP, 2009. Learning behavior of *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae) during host-foraging. *Chinese Journal of Ecology*, 28(10): 2026 – 2031. [杨德松, 孟玲, 李璐璐, 李保平, 2009. 斑痣悬茧蜂寄主搜索中的学习行为. 生态学杂志, 28(10): 2026 – 2031]

(责任编辑: 袁德成)